Caldasia 23(1): 213-236

ESTRUCTURA, RIQUEZA Y COMPOSICIÓN DE PLANTAS LEÑOSAS EN EL GOLFO DE TRIBUGÁ, CHOCÓ, COLOMBIA

Gloria Galeano
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, D. C., Colombia. ggaleano@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

Se estudió la estructura, riqueza y composición florística del componente leñoso de los bosques del Golfo de Tribugá, Costa Pacífica del Chocó, Colombia, con base en el muestreo de los individuos con DAP ≥ 5 cm en dos transectos de 0.4 ha cada uno y en la información previamente publicada para una ha en la misma zona. Los bosques son estructuralmente homogéneos y están caracterizados por la abundancia de palmas arborescentes, la escaséz de lianas y la alta frecuencia de raíces zancos. Comparados con otros bosques de la región del Chocó biogeográfico con precipitación similar, los bosques del Golfo de Tribugá son más pobres en especies de plantas leñosas (en promedio 29 especies ≥ 10 cm DAP en 0.1 ha), tienen menos individuos (en promedio 48 individuos ≥ 10 cm DAP en 0.1 ha), árboles más gruesos (en promedio 9.8% de los individuos ≥ 40 cm DAP en 0.1 ha) y un área basal mayor (en promedio 3.16 m^2 por 0.1 ha incluyendo individuos ≥ 10 cm DAP). Estas diferencias parecen ser consistentes con la existencia de una correlación negativa entre la fertilidad del suelo y, la densidad y la riqueza de árboles. A pesar de que la abundancia de especies y familias fue igual en todos los sitios, la similitud en composición florística fue muy baja. Sólo hubo 10 especies ≥ 10 cm DAP comunes a los tres sitios. La importancia ecológica de las Moráceas parece estar entre las más altas registradas en el Neotrópico (VIF=48.2-53.9 para los individuos ≥ 10 cm DAP). La estructura y los valores de riqueza de plantas leñosas de los bosques del Golfo de Tribugá se acercan más a los bosques de La Selva, Costa Rica, que a otros bosques igualmente lluviosos del Chocó biogeográfico.

Palabras clave. Chocó, Colombia, estructura, plantas leñosas, riqueza.

ABSTRACT

Structure, richness and floristic composition of the woody elements of the forests of the Golfo de Tribugá, Pacific Coast of Chocó, Colombia, were studied in two 0.4 ha plots sampled for all individuals ≥ 5 cm dbh and using also previously published information for one 1-ha plot sampled in the same area. The forests are structurally homogeneous and are characterized by the prevalence of arborescent palms, the scarcity of lianas, and the high frequency of stilt roots. Compared to other forests from the Chocó Biogeographic region, they have lower woody species richness (average 29 species ≥ 10 cm dbh per 0.1 ha), fewer individuals (average 48 individuals ≥ 10 cm dbh per 0.1 ha), more large trees (average 9.8% of individuals ≥ 40 cm dbh) and greater basal area (average 3.16 m^2 per 0.1 ha including individuals ≥ 10 cm dbh). These differences seem to be consistent with a negative correlation between soil fertility

and tree density and richness. The distributions of the abundance of species and families were similar for the plots, but similarity in floristic composition was low. Only ten species ≥ 10 cm dbh were shared by all sites. The ecological importance of the Moraceae appears to be among the greatest ever recorded in the Neotropics (FIV=48.2-53.9 for individuals ≥ 10 cm dbh). Considering their structure and richness of woody plants, the forests at the Golfo de Tribugá are more similar to the forests at La Selva, Costa Rica, than to other forests with similar precipitation in the Chocó Biogeographic region.

Key words. Chocó, Colombia, richness, structure, woody plants.

INTRODUCCIÓN

La región del Chocó Biogeográfico tal como ha sido definida (Gentry 1982b, Forero & Gentry 1989), incluyendo las tierras bajas al Occidente de los Andes, desde los límites con Panamá hasta el Noroccidente ecuatoriano, es una de las áreas de mayor pluviosidad en el mundo (Eslava 1992, 1993) y ha sido reconocida como una región extraordinariamente diversa y rica en endemismos (Gentry 1982b, 1993, Forero & Gentry 1989). Con base en algunos inventarios cuantitativos (Gentry 1986, Faber-Langendoen & Gentry 1991), Gentry (1986, 1993) llamó la atención sobre la singularidad estructural de los bosques lluviosos de esta región. Las singularidades más destacables estaban relacionadas principalmente con una alta densidad de árboles que representaban un número comparativamente elevado de especies. El estudio del componente leñoso en un inventario cuantitativo de una hectárea de bosque en la Estación Biológica El Amargal, ubicada en el Golfo de Tribugá, hacia el norte de la región del Chocó (Galeano et al. 1998a), mostró una estructura y riqueza del componente arbóreo diferente a la encontrada en los estudios considerados por Gentry (1986, 1993). A pesar de que la riqueza de especies, cuando se han considerado todas las formas de crecimiento, continua siendo extremadamente alta, esta riqueza está representada principalmente por el componente herbáceo y, en especial, por las epífitas (Galeano et al. 1998b). En el presente estudio se pretende complementar la información sobre la estructura, fisionomía, composición y riqueza del componente leñoso de los bosques de colina del Golfo de Tribugá, con los resultados del inventario en dos transectos de 0.4 hectárea cada uno, para definir si las particularidades encontradas en el primer inventario de una hectárea en la Estación Biológica El Amargal, se cumplen a nivel local. Se comparan los resultados encontrados con la información disponible de otros estudios en la región del Chocó y del Neotrópico en general.

MATERIALES Y MÉTODOS

Area de estudio. El Golfo de Tribugá se encuentra localizado en la Costa Pacífica del Departamento del Chocó, Colombia (5° 29'-6° 08'N, 77° 10'-32' W). El área hace parte de la Serranía del Baudó, una pequeña cadena montañosa que en ese sector corre cercana a la costa y que está constituída, en su mayor parte, por colinas menores de 300 m. La precipitación promedio anual varía entre 5100 mm por año (promedio de 20 años) en Bahía Solano, en el extremo norte del Golfo y 7245 mm por año (promedio de 1993 a 1999), en la Estación Biológica El Amargal (IDEAM y Fundación Inguedé, datos no publ.). En general, el período más lluvioso es entre abril y diciembre y el menos lluvioso entre enero y marzo. La temperatura promedio mensual es de 25-

26°C y la humedad relativa usualmente es mayor del 90%. El área está cubierta, en su mayor parte, de bosque poco disturbado, que ha sido sometido a diferentes grados de extracción selectiva de maderables y otras especies útiles y que corresponde, según el sistema de Holdridge (IGAC, 1977), a bosque muy húmedo Tropical (bmh-T) y bosque pluvial Tropical (bp-T). Los suelos son derivados de rocas basálticas y son considerados moderadamente desarrollados, ácidos y fuertemente lixiviados (Cortés 1981, 1993).

Uno de los transectos (Nuquí) se estableció a unos 10 Km al sur de la cabecera municipal del Municipio de Nuquí, mientras que el segundo transecto (Coquí), a poco más de 10 Km al sureste del corregimiento de Coquí; ambos transectos estaban separados unos 10 Km uno de otro y a unos 27 y 30 km al norte de la parcela de la Estación Biológica El Amargal (Galeano et al. 1998a).

Método de muestreo. Se establecieron dos transectos de 0.4 ha cada uno (400 x 10 m) en sitios escogidos de manera subjetiva, de tal forma que incluyeran el rango de variación topográfica común en el área y evitando áreas de perturbación evidente y grandes claros. Cada transecto fue dividido en 20 subparcelas de 200 m^2 (20 x 10 m) y en cada subparcela se contaron y colectaron todos los individuos con un diámetro igual o mayor a 5 cm (a una altura de 1.3 m por encima del suelo). Cuando fue necesario, el diámetro se midió por encima de las raíces tabulares o de los zancos, siguiendo las indicaciones de Dallmeier et al. (1992); los individuos situados en los límites del transecto fueron incluidos solo si, por lo menos la mitad de su tronco estaba dentro del transecto. Además del diámetro, se tomaron también los siguientes datos para cada individuo: altura total y altura de la primera ramificación, medidos con una vara telescópica y con un clinómetro Suunto en los árboles más altos; presencia y forma de las raíces tabulares o raíces especiales; número de tallos por debajo de 1.3 m (en el caso de tallos múltiples, cada tallo se midió separadamente); forma de crecimiento; presencia de exudados o de látex y evidencia de follaje deciduo. La determinación de las especies se realizó principalmente en el Herbario Nacional Colombiano (COL) del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, en Bogotá, donde fueron depositados los especímenes. Para la delimitación de las familias se siguió el sistema de clasificación de Cronquist (1981), con excepción de las Fabaceae, que son tratadas en sentido amplio (incluyendo también Caesalpina-ceae y Mimosaceae). Las muestras de suelo se tomaron en tres sitios diferentes en cada transecto y las tres submuestras de cada transecto fueron mezcladas y analizadas en el Laboratorio de Suelos de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, en Bogotá.

Análisis de datos. Para analizar las diferencias en estructura entre los sitios, se comparó la distribución de diámetros, área basal, altura y abundancia de especies, usando la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras (KS) (Sokal & Rohlf 1981). Las comparaciones de los datos categóricos como la forma de crecimiento se hicieron usando la prueba de G (Sokal & Rohlf 1981). La composición de las especies más abundantes en cada sitio se comparó usando el coeficiente de correlación de Spearman (Sokal & Rohlf 1981). El cálculo de área basal se hizo siguiendo a Cain & Castro (1959); los valores de dominancia relativa (do.r), frecuencia relativa (f.r), densidad relativa (d.r), diversidad relativa (di.r), valor de importancia de familia (VIF) y el índice de valor de importancia para las especies (IVI), se calcularon siguiendo a Mori et al. (1983) y a Balslev et al. (1987). La composición florística entre sitios se analizó aplicando los índices de similaridad de Sorensen (I_S) y de Jaccard (I_J) de acuerdo a Mueller-Dombois & Ellemberg (1974). Además de las comparaciones hechas entre los dos transectos mencionados aquí, se utilizaron también los datos de la parcela de 1 ha de El Amargal

(que incluyen solo individuos ≥ 10 cm DAP y cuyos resultados generales se presentaron en Galeano et al. (1998a)); para comparar los tres sitios a nivel de composición florística y de las principales características estructurales, incluyendo sólo los individuos ≥ 10 cm, se utilizaron los datos de 0.1 ha o de áreas contiguas que sumaran 0.4 ha de la parcela de El Amargal, con el fin de tener áreas similares (aunque no formas similares).

RESULTADOS

Análisis de suelos. En la tabla 1 se muestran las principales características de los suelos de ambos transectos. Los suelos de ambos sitios tienen textura fina y se pueden clasificar, según el sistema USDA (Hausenbuiller 1985), como arenoso-arcilloso-limoso en Nuquí y arenoso-arcilloso en Coquí.

Tabla 1. Características de los suelos de los transectos de Nuquí y Coquí, Chocó, Colombia.

	Nuquí	Coquí
pH	5.2	5.4
Arena (%)	58.3	48.3
Arcilla (%)	28.0	34.0
Limo (%)	13.7	17.7
CIC (mEq/100g)	22.0	21.4
Materia orgánica (%)	1.4	1.4
N (%)	0.1	0.1
P (ppm)	11.0	10.0
K (mEq/100g)	0.025	0.075
Ca (mEq/100g)	17.5	33.0
Mg (mEq/100g)	15.0	19.0
Na (mEq/100g)	0.045	0.04
Al (mEq/100g)	0.6	0.4
B (ppm)	0.5	0.5
Mn (ppm)	32.0	30.0
Fe (ppm)	48.4	82.1
Cu (ppm)	1.8	2.1
Zn (ppm)	3.4	2.6

Estructura y distribución de formas de crecimiento. Entre los individuos ≥ 5 cm DAP se presentaron cuatro formas de crecimiento: árboles, palmas, lianas y hemiepífitas. Al nivel de 0.1 ha, no hubo diferencias significativas en la distribución de formas de crecimiento entre los transectos de Nuquí y Coquí ($G= 1.81$, $p>0.05$), ni entre éstos y El Amargal ($G= -3.6$, $p>0.05$). En la tabla 2 se muestra el número promedio de individuos, área basal y número de especies para cada forma de crecimiento, sumando áreas contiguas de hasta 0.1 ha. Los árboles fueron la forma de crecimiento predominante con, al menos, 72% de cada valor. Las palmas fueron la segunda forma de crecimiento en importancia, representando el 22-25% del número total de individuos. Las lianas resultaron raras, representando una mayor proporción (4%) cuando se consideró un DAP mínimo de 5 cm, mientras que cuando se tomó 10 cm como diámetro mínimo, las lianas escasamente representaron el 1% en promedio. Las hemiepífitas resultaron aún más raras que las lianas; sin embargo, en términos del área basal contribuyeron en una proporción más de dos veces mayor que las lianas.

Densidad. Se encontraron 416 y 471 individuos ≥ 5 cm DAP en los transectos de 0.4 ha de Nuquí y Coquí, respectivamente. Estas densidades no resultaron estadísticamente diferentes ($G=3.41$, $p>0.05$). En cuanto a los individuos ≥ 10 cm DAP, se encontraron 207 en el transecto de Nuquí y 206 en Coquí. Para comparar áreas iguales, se tomaron datos de dos 0.4 ha de El Amargal (Galeano et al. 1998a), con 192 y 183 individuos ≥ 10 cm DAP. Las cifras para los tres sitios muestran una densidad promedio estimada para la región general de 481 individuos ≥ 10 cm DAP y 1109 individuos ≥ 5 cm DAP por hectárea.

Distribución diamétrica y área basal. A pesar de que hubo árboles más grandes en Coquí, los transectos de Nuquí y Coquí no mostraron diferencias significativas en distribución diamétrica (Prueba KS, $p=0.1$). La distribución

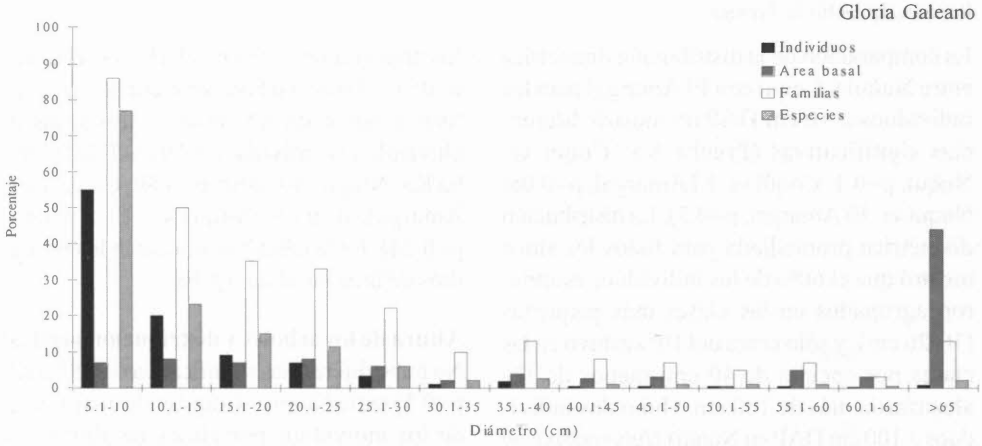

Figura 1. Distribución de las clases diamétricas entre los individuos, área basal, número de familias y número de especies (≥ 5 cm DAP) en los transectos de Nuquí y Coquí, Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. Los valores son los porcentajes promedio de los dos sitios. Los porcentajes para familia y especies sobrepasan el 100% debido a que hay familias y especies que se encuentran en varias clases diamétricas.

de individuos, especies y familias por clases diamétricas mostró un comportamiento similar, una curva en forma de J invertida, en la cual la mayoría de los individuos estuvieron en la clase de 5-10 cm DAP. (Fig. 1). Por el contrario, la distribución del área basal mostró ser bastante regular entre clases diamétricas, excepto por un pico en la clase más grande, donde estuvieron concentrados los árboles más corpulentos (Fig. 1).

Tabla 2. Distribución, según las formas de crecimiento, de los individuos, el área basal y el número de especies ≥ 5 cm DAP y ≥ 10 cm DAP por 0.1 ha en los bosques del Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. Las cifras representan los promedios, con el rango de variación entre paréntesis. Los promedios para ≥ 5 cm DAP se calcularon con base en los transectos de Nuquí y Coquí, tomados como ocho subtransectos de 0.1 ha. Los promedios para ≥ 10 cm DAP se calcularon con base en los transectos de Nuquí y Coquí más la parcela de 1 ha de El Amargal, tomados, en total, como 18 subparcelas de 0.1 ha.

	DAP ≥ 5 cm			DAP ≥ 10 cm		
Formas de crecimiento	No. individuos	area basal (m2)	No. especies	No. individuos	area basal (m2)	No. especies
Arboles	80.1 (70-92)	3.60 (2.31-8.55)	53.4 (49-63)	34.8 (19-50)	2.83 (1.01-8.55)	25.6 (17-36)
Palmas	25.4 (11-39)	0.33 (0.15-0.60)	4.6 (2-6)	12.4 (4-25)	0.31 (0.09-0.59)	3.3 (2-4)
Lianas	4.8 (1-9)	0.019 (0.009-0.03)	2.9 (1-6)	0.5 (0-2)	0.003 (0-0.14)	0.2 (0-1)
Hemiepífitas	0.6 (0-2)	0.040 (0-0.31)	0.5 (0-2)	0.4 (0-2)	0.020 (0-0.31)	0.3 (0-2)
Total	110.9 (82-142)	3.99 (2.47-9.49)	61.4 (52-77)	48.1 (23-79)	3.16 (1.1-9.6)	29.4 (19-43)

La comparación de la distribución diamétrica entre Nuquí y Coquí con El Amargal para los individuos ≥ 10 cm DAP no mostró diferencias significativas (Prueba KS: Coquí vs. Nuquí, p=0.1; Coquí vs. El Amargal, p=0.06; Nuquí vs. El Amargal, p=0.5). La distribución diamétrica promediada para todos los sitios mostró que el 60% de los individuos estuvieron agrupados en las clases más pequeñas (10-20 cm), y sólo cerca del 10% estuvo en las clases por encima de 40 cm; menos de 1% alcanzaron más de 100 cm. Hubo dos individuos ≥ 100 cm DAP en Nuquí (*Huberodendron pati-noi*, Bombacaceae: 330 cm DAP, e *Hippotis albiflora*, Rubiaceae, con 102.8 cm DAP) y uno en Coquí (*Swartzia simplex*, Fabaceae, con 115.2 cm DAP).

El área basal total para los individuos ≥ 5 cm DAP en los transectos de 0.4 ha fue de 22.07 m^2 en Nuquí y 11.79 m^2 en Coquí. El valor tan alto en Nuquí fue debido principalmente a la presencia de un árbol del dosel, *Huberodendron patinoi* (38.75% del total de área basal). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en la distribución del área basal en los individuos ≥ 5 cm DAP (Prueba KS, p=0.70). Tampoco hubo diferencias significativas a este respecto entre los tres sitios incluyendo los individuos ≥ 10 cm DAP (Prueba KS; Nuquí vs. Coquí, p=0.69; Coquí vs. El Amargal, p=0.65; Nuquí vs. El Amargal, p=0.24). En la tabla 2 se muestran los promedios de área basal en 0.1 ha.

Altura de los árboles y distribución vertical. No hubo diferencias significativas (Prueba KS, p=0.5) entre Nuquí y Coquí en la distribución de los individuos por clases de altura. Los árboles ≥ 5 cm DAP estuvieron entre 2.5 y 44 m de alto en ambos transectos. No hubo árboles emergentes en ninguno de los dos transectos. Los árboles más altos en Nuquí y Coquí fueron *Brosimum utile* (Moraceae) con 44 m, *Swartzia simplex*, con 39 m, *Pentaclethra macroloba* (Fabaceae), con 36 m, y *Huberodendron patinoi* y *Machaerium* sp. (Fabaceae), con 35 m cada uno. La distribución vertical de los individuos, especies y familias mostró un patrón similar, con un pico en los 5-10 m de altura y un decrecimiento

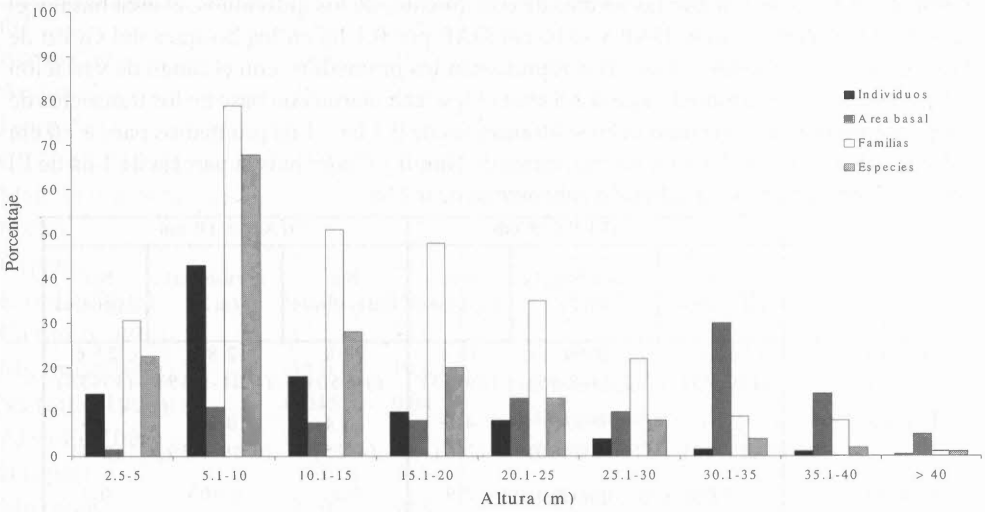

Figura 2. Distribución vertical de los individuos, área basal, número de familias y número de especies (≥ 5 cm DAP) en los transectos de Nuquí y Coquí, Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia. Los valores son los porcentajes promedio de los dos sitios. Los porcentajes para familia y especies sobrepasan el 100% debido a que hay familias y especies que se encuentran en varios niveles de altura.

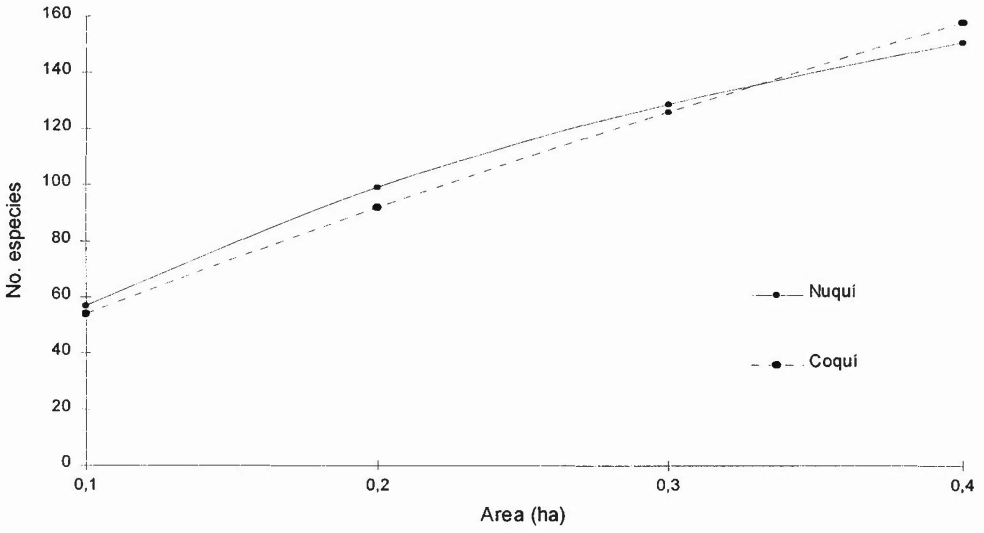

Figura 3. Curva especies vs. área para los transectos de 0.4 ha de Nuquí y Coquí, Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia.

altura (Fig. 2). Más de la mitad de los individuos ≥ 5 cm DAP alcanzaron 10 m de alto o menos y representaron la mayoría de las especies y familias. Además, 42.4% de todas las especies estuvieron, exclusivamente, por debajo de los 10 m de alto.

No hubo diferencias significativas en la distribución vertical para los individuos ≥ 10 cm DAP entre los tres sitios (Prueba KS: Coquí vs. Nuquí, p=0.28; Coquí vs. El Amargal, p=0.14; Nuquí vs. El Amargal, p= 0.18). Promediando los tres sitios, el 86% de los individuos ≥ 10 cm DAP estaban por debajo de 25 m de alto, con un pico en los 10-15 m de alto, donde estuvo concentrado el 32% de los individuos.

Aspectos fisionómicos. La tabla 3 resume algunas características fisionómicas del bosque en Nuquí y Coquí. Las raíces tabulares variaron entre 10 cm de alto y 4.5 m de alto y 5 m de ancho (en *Huberodendron patinoi*), aunque la mayoría tenían entre 40 y 100 cm de alto. Más de la mitad de los árboles con raíces tabulares eran ≥ 20 m de alto y ≥ 20 cm DAP; además, todos los individuos ≥ 30 m de alto tenían raíces tabulares. Las raíces zancos variaron de 5 cm a 4 m de alto (en la palma *Iriartea deltoidea*), aunque la mayoría eran más bajas de 1.5 m de alto. Cerca del 78% de los individuos con raíces zancos eran más delgados de 20 cm DAP y tenían menos de 20 m de alto. *Iriartea deltoidea* constituyó el 37 y 53% de todos los individuos con raíces zancos en Coquí y Nuquí, respectivamente.

La ramificación por debajo de 1.3 m fue muy rara y se presentó solo en árboles pequeños del sotobosque. Se encontraron 20 especies con follaje deciduo en Nuquí y Coquí, 60% de los cuales eran lianas, 15% árboles del dosel y el resto eran árboles de menos de 20 m de alto. Las hojas simples fueron las predominantes, aunque un considerable número de especies tenían hojas compuestas.

Composición y riqueza de especies. El número total de especies ≥ 5 cm DAP para los dos transectos (0.8 ha en total) fue de 247, pertenecientes a 50 familias y, al menos, 136 géneros (ver apéndice). La curva especies vs. área

para ambos transectos es bastante similar y en ninguno de los transectos llegó a ser asintótica (Fig. 3). Los dos transectos combinados con la parcela de El Amargal (en total 1.8 ha) albergaron 294 especies ≥ 10 cm DAP, pertenecientes a 52 familias y 130 géneros; 208 especies estuvieron presentes en sólo uno de los sitios y estuvieron representadas por tres o menos individuos, con excepción de dos especies: *Welfia regia*, con 76 individuos en El Amargal, y *Simaba cedron*, con 17 individuos en Coquí. En la tabla 2 se muestra el número promedio de especies ≥ 5 y ≥ 10 cm DAP por 0.1 ha. El número promedio de familias en 0.1 ha fue de 28 (rango 25-30) y 17 (rango 10-22) para individuos ≥ 5 y ≥ 10 cm DAP, respectivamente. En la tabla 4 se muestra la relación de número de individuos por especie, y especies por género y por familia.

Moraceae y Fabaceae (s.l.) tuvieron el mayor número de géneros, con diez y siete géneros respectivamente en Nuquí, y ocho y seis en Coquí. Los géneros más grandes (≥ 5 cm DAP) en Nuquí fueron *Inga* (Fabaceae) y *Pouteria* (Sapotaceae), con cinco especies cada uno, y *Otoba* (Myristicaceae), *Brosimum*, *Protium* (Burseraceae) y *Ficus* (Moraceae), con cuatro especies cada uno. Para Coquí fueron *Eschweilera* (Lecythidaceae) e *Inga*, con siete especies cada uno, *Pouteria* con seis y *Guarea* (Meliaceae), *Brosimum*, *Protium* y *Coussarea* (Rubiaceae), con cuatro especies cada uno.

El análisis de la distribución vertical de familias mostró que la mayoría de las familias tienen representantes por debajo de 10 m de altura (Fig.2). Por debajo de esa altura el bosque era dominado, en términos de número de individuos por Moraceae, Arecaceae y Rubiaceae en Coquí, y las mismas familias más Clusiaceae en Nuquí. Moraceae y Rubiaceae (casi completamente concentrada por debajo de 20 m), fueron las familias más ricas en especies por debajo de 10 m en ambos sitios. Familias como Nyctaginaceae, Piperaceae y Violaceae, se encontraron exclusivamente por debajo de 10 m de altura. Moraceae, Fabaceae, Sapotaceae y

Tabla 3. Algunas características fisionómicas y morfológicas de las especies de los bosques del Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia, tal como fueron cuantificadas en dos transectos de 0.4 ha cada uno (Nuquí y Coquí), para los individuos ≥ 5 DAP (primera línea) y ≥ 10 cm DAP (segunda línea).

	NUQUI		COQUI	
	% especies	% individuos	% especies	% individuos
Zancos	17.0	10.0	15.8	7.9
	25.3	20.0	29.4	17.3
Raíces epígeas	6.4	16.0	10.4	26.0
	11.6	24.0	16.5	36.0
Troncos ramificados	5.1	2.2	3.2	2.0
	0	0	2.4	1.4
Hojas deciduas	7.7	5.3	5.7	7.0
	7.4	4.0	3.5	8.6
Hojas compuestas	21.0	28.0	28.0	44.0
	19.0	35.0	28.0	46.0
Con látex	23.0	27.5	22.0	16.0
	17.0	13.3	26.0	21.0
Con otros exudados	13.5	9.2	6.9	5.5
	9.0	5.3	7.0	5.3

Bombacaceae, fueron las únicas familias representadas a lo largo de todo el gradiente vertical en ambos sitios; las primeras dos fueron más densas y ricas por debajo de 15 m, mientras las dos últimas estuvieron mejor representadas por encima de 20 m. Por encima de los 30 m el bosque estaba dominado por Moraceae y Fabaceae en Nuquí y por Moraceae y Sapotaceae en Coquí. En ambos sitios, Arecaceae estuvo entre las familias más abundantes y diversas por debajo de los 15 m.

Indice de valor de Importancia (IVI). En la tabla 5 se muestran los valores correspondientes para las 10 especies con mayor valor de importancia (IVI) en Nuquí y Coquí. La mayoría de las especies (51% en Coquí y 61% en Nuquí) estuvieron representadas por un solo individuo, mientras menos del 4% de las especies estuvieron representadas por 10 ó más individuos. Sólo tres especies fueron comunes a los dos transectos *Iriartea deltoidea* y *Wettinia quinaria* (ambas palmas), y *Brosimum utile* (Moraceae) y estas mismas especies estuvieron entre las más abundantes tanto en Nuquí como en Coquí, contribuyendo con 21-24% de todos los individuos ≥ 5 cm DAP en los dos sitios. Considerando sólo los individuos ≥ 10 cm DAP, las especies más comunes fueron también *Iriartea deltoidea* y *Brosimum utile* en Nuquí e *Iriartea deltoidea* y *Wettinia quinaria* en Coquí. *Brosimum utile* y *Wettinia quinaria* también estuvieron presentes en la parcela de El Amargal (Galeano et al. 1998a).

Valor de Importancia de Familia (VIF). La tabla 6 muestra las diez familias más importantes en Nuquí y Coquí. Las familias más abundantes en ambos transectos fueron Arecaceae y Moraceae. Estas dos familias en conjunto representaron cerca del 40% del número total de individuos ≥ 5 cm DAP. Bomba-caceae, Moraceae, Fabaceae, Arecaceae y Rubiaceae, representando el 12% de las familias, contribuyeron con el 75% del área basal en Nuquí. Por otro lado, Moraceae, Fabaceae, Sapotaceae, Arecaceae y Bombacaceae (13% de las familias), representaron el 62% del total del área basal en Coquí.

Similitud florísitica entre sitios. En general, se encontró poca similitud en composición florística entre Nuquí y Coquí. De las 247 especies ≥ 5 cm DAP, sólo 55 fueron compartidas entre los dos sitios, para un índice de similitud de Jaccard (I_J) de 22.3% y de Sorensen (I_S) de 30.8%. A pesar de los bajos valores en similitud, las especies compartidas representaron el 49 y 65% de los individuos en Nuquí y Coquí, respectivamente, y cerca del 50% del total del IVI. Treinta de las 50 familias fueron compartidas por los dos sitios (I_J= 60%, I_S= 54.5%). Con un DAP mínimo de 10 cm, los índices de similitud fueron aún más bajos a nivel de especies (I_J= 13.8%, I_S= 24.3%), pero un poco más altos a nivel de familia (I_J= 63.2%, I_S= 76.2%). Sólo hubo diez especies (con individuos ≥ 10 cm DAP) compartidas por Nuquí, Coquí y El Amargal (tabla 7). Estas especies representaron casi una cuarta parte del IVI en los tres sitios.

Tabla 4. Relación de individuos por especie, de especies por género y de géneros por familia para dos transectos de 0.4 ha (Nuquí and Coquí) y una parcela de una ha (El Amargal), en el Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia.

Sitio	Individuos/especies		Especies/género		Especies/familia	
	≥ 5 cm	≥ 10 cm	≥ 5 cm	≥ 10 cm	≥ 5 cm	≥ 10 cm
Nuquí	2.7	2.2	1.5	1.5	3.6	3.0
Coquí	3.0	2.5	1.7	1.5	4.1	2.7
El Amargal	-	3.6	-	1.4	-	3.1

Tabla 5. Indice de Valor de Importancia (IVI) para las diez especies ≥ 5 cm DAP más importantes en dos transectos de 0.4 ha (Nuquí y Coquí), Chocó, Colombia. (n.i.= número de individuos; a.b. = área basal; do.r = dominancia relativa; d.r = densidad relativa; f.r= frecuencia relativa).

Especies	n.i.	a.b.	do.r	d.r	f.r.	IVI
NUQUI						
Huberodendron patinoi	1	8.55	38.75	0.24	0.31	39.30
Brosimum utile	34	1.86	8.42	8.21	4.63	21.26
Iriartea deltoidea	39	1.31	5.95	9.42	5.56	20.93
Wettinia quinaria	27	0.23	1.03	6.52	3.09	10.64
Perebea xanthochyma	22	0.16	0.71	5.31	4.01	10.04
Pentaclethra macroloba	5	1.31	5.95	1.21	1.54	8.70
Aegiphila integrifolia	14	0.13	0.57	3.38	2.78	6.73
Dendropanax arboreus	7	0.56	2.52	1.69	1.85	6.07
Tovomita nicaraguensis	11	0.15	0.67	2.66	2.16	5.49
Hippotis albiflora	1	0.83	3.76	0.24	0.31	4.31
Subtotal (10 especies)	161	15.09	68.35	38.89	26.23	133.48
Restantes 141 especies	253	6.98	31.65	61.11	73.77	166.52
TOTAL 151 especies	414	22.07	100	100	100	300
COQUI						
Brosimum utile	14	2.25	19.12	2.97	2.81	24.90
Iriartea deltoidea	46	0.42	3.59	9.79	4.21	17.57
Wettinia quinaria	40	0.32	2.74	8.49	5.06	16.29
Simaba cedron	27	0.38	3.26	5.73	3.65	12.65
Swartzia simplex	1	1.04	8.85	0.21	0.28	9.34
Pholidostachys dactyloides	19	0.06	0.50	4.03	3.65	8.19
Protium sp. (GG 5123)	4	0.44	3.72	0.85	0.84	5.41
Wettinia aequalis	13	0.08	0.65	2.76	1.97	5.37
Rudgea pittieri	9	0.03	0.28	1.91	2.25	4.44
Pouteria multiflora	3	0.34	2.86	0.64	0.84	4.34
Subtotal (10 especies)	176	5.37	45.57	37.38	25.55	108.50
Restantes 148 especies	295	6.41	54.43	62.62	74.45	191.50
TOTAL 158 especies	471	11.79	100	100	100	300

Distribución de la abundancia de especies y familias. Aunque la composición de especies varió entre los sitios, la distribución de la abundancia de especies entre Nuquí y Coquí no mostró diferencias significativas (Prueba KS para ≥ 5 cm DAP, p= 0.90). Tampoco hubo diferencias significativas a nivel de los individuos ≥ 10 cm DAP entre Nuquí, Coquí y El Amargal (Prueba KS, Nuquí vs. Coquí, p= 1.00; Coquí vs. El Amargal, p= 0.60; Nuquí vs. El Amargal, p= 0.05). Para las especies más comunes, con cinco o más individuos en un

solo sitio, su rango de abundancia varió entre sitios, indicando que, aunque la distribución de la abundancia de especies es similar en todos los sitios, la composición de las especies más abundantes no está correlacionada entre sitios (para individuos ≥ 5 cm DAP, Nuquí vs. Coquí: rs= 0.118, p> 0.05; para individuos ≥ 10 cm DAP, Nuquí vs. Coquí: rs= 0.195, p> 0.05; Coquí vs. El Amargal: rs= 0.028, p> 0.05; Nuquí vs. El Amargal: rs= -0.160, p> 0.05). La distribución de la abundancia de familias fue también estadísticamente similar para los individuos ≥ 5 cm DAP (Nuquí vs. Coquí: Prueba KS p= 0.25) y para los individuos ≥ 10 cm DAP (Prueba KS, Nuquí vs. Coquí, p= 1.00;. Coquí vs. El Amargal, p= 1.00; Nuquí vs. El Amargal, p= 0.60).

Tabla 6. Las diez familias con mayor valor de importancia (VIF) para los individuos ≥ 5 cm DAP en dos transectos de 0.4 ha (Nuquí y Coquí), en Chocó, Colombia. (d.r= densidad relativa; di.r = diversidad relativa; do.r = dominancia relativa).

Familia	d.r	di.r	do.r	VIF
NUQUI				
Moraceae	21.26	12.34	13.20	46.79
Bombacaceae	2.42	3.25	39.84	45.51
Arecaceae	18.12	3.90	7.41	29.43
Fabaceae	7.25	9.09	10.73	27.07
Rubiaceae	4.11	5.84	4.58	14.53
Myristicaceae	5.31	5.19	2.74	13.24
Clusiaceae	6.04	4.55	1.25	11.84
Sapotaceae	2.17	5.19	2.04	9.41
Meliaceae	1.93	3.25	2.51	7.69
Annonaceae	1.45	3.25	2.45	7.15
Total de 10 familias	70.06	55.85	86.75	212.66
Restantes 32 familias	29.94	44.15	13.25	87.34
COQUI				
Arecaceae	27.39	5.70	8.36	41.45
Moraceae	8.92	7.59	24.24	40.75
Fabaceae	4.25	9.49	12.36	26.1
Sapotaceae	3.61	6.96	11.56	22.13
Lecythidaceae	5.52	5.70	4.42	15.64
Rubiaceae	5.73	6.33	0.86	12.92
Bombacaceae	2.76	2.53	5.69	10.98
Myristicaceae	3.61	3.80	3.41	10.82
Burseraceae	2.12	3.16	4.79	10.07
Simaroubaceae	5.73	0.63	3.26	9.62
Total de 10 familias	69.64	51.89	78.95	200.48
Restantes 28 familias	30.36	48.11	21.05	99.52

DISCUSIÓN

Estructura y fisionomía. La estructura del bosque en los tres sitios estudiados en el Golfo de Tribugá es similar, pues no se encontraron diferencias significativas entre ellos a este nivel. En general, una concentración de individuos y especies en el sotobosque y disminución drástica a medida que se acerca al dosel, parece ser el patrón de distribución vertical más común en los bosques tropicales (Popma et al. 1988). Sin embargo, los bosques estudiados mostraron algunas características particulares, que no son comunes a otros bosques tropicales. En primer lugar, la extremada abundancia de las palmas arborescentes, que fue la característica estructural más relevante en el bosque de El Amargal (Galeano et al. 1998a), se encontró también en los bosques de Nuquí y Coquí. La densidad promedio de palmas en 0.1 ha (12.4 ≥ 10 cm DAP) y sus

Tabla 7. Especies compartidas por los tres sitios de muestreo (Nuquí, Coquí y El Amargal), en Chocó, Colombia (≥ 10 cm DAP), con el número total de individuos (n.i.) y el valor del IVI para cada sitio.

Especies	Familia	n.i.	IVI Nuquí	IVI Coquí	IVI El Amargal
Brosimum utile	Moraceae	74	24.62	31.26	36.00
Wettinia quinaria	Arecaceae	51	9.07	21.69	8.26
Perebea xanthochyma	Moraceae	15	6.78	2.19	3.29
Otoba novogranatensis	Myristicaceae	14	1.25	2.65	7.96
Dendropanax arboreus	Araliaceae	13	7.94	3.60	3.88
Cecropia hispidissima	Cecropiaceae	13	2.21	3.45	4.41
Astrocaryum standleyanum	Palmae	10	3.50	3.70	2.36
Iryanthera ulei	Myristicaceae	7	1.25	2.65	2.62
Theobroma nemorale	Sterculiaceae	4	1.12	1.29	1.04
Sarcaulus brasiliensis	Sapotaceae	4	1.19	2.00	1.29
Total IVI			58.93	74.48	71.11

porcentajes promedios sobre el total de individuos (25.8%), al igual que su área basal (9.8%) están entre los valores más altos registrados para bosques mixtos ricos en palmas (sin restricciones edáficas) en el Neotrópico (Emmons & Gentry 1983; Gentry & Terborgh 1990; Faber-Langendoen & Gentry 1991), y sólo son comparables con las cifras encontradas en los bosques de La Selva, Costa Rica (25.5% de todos los tallos ≥ 10 cm DAP y 8% del área basal: Lieberman et al. 1988; Lieberman & Lieberman 1994). La abundancia de las palmas en los bosques del Chocó ya había sido observada por Gentry (1986, 1993); la situación encontrada en los bosques del Golfo de Tribugá parece representar un extremo en esta tendencia. Las explicaciones que se han propuesto para explicar la abundancia de palmas están relacionadas con alta precipitación (Balslev et al. 1987) y con suelos relativamente ricos (Emmons & Gentry 1983). Los datos del Golfo de Tribugá apoyarían ambas hipótesis.

En segundo lugar, a pesar de que la distribución de los individuos con respecto a las clases diamétricas es, en general, similar a la registrada para otros bosques Neotropicales (Balslev et al. 1987, Gentry & Terborgh 1990, Valle-Ferreira & Rankin-de-Morona 1998, entre otros), la proporción de árboles grandes en relación con el número de individuos es más alta si se compara con muchos de los registros del Neotrópico. Mientras en los sitios estudiados hubo un promedio de 9.8% de individuos ≥ 40 cm DAP, la mayoría de los bosques amazónicos tienen menos de 9% (calculado de Gentry & Terborgh 1990). En un bosque de la Amazonia ecuatoriana, el más rico conocido hasta ahora, considerando individuos ≥ 10 cm DAP, la proporción fue de sólo 3.9% (Valencia et al. 1994). La alta densidad de árboles grandes, sin embargo, no fue compartida con ningún otro bosque de la región del Chocó del que se tenga información publicada hasta ahora. Por el contrario, los bosques del Bajo Calima (al Sur del Chocó biogeográfico en Colombia) se caracterizan por la alta densidad de tallos delgados, con sólo 6.2% de árboles ≥ 40 cm DAP (Faber-Langendoen & Gentry 1991). También, cuando se consideran los individuos ≥ 100 cm DAP, el promedio estimado para el Golfo de Tribugá es de 2.3 individuos por ha, mientras que para la Amazonia el promedio es de 1.9 árboles por ha (promediado de 10 sitios, Gentry & Terborgh 1990) y ninguno en las parcelas del Bajo Calima (Faber-Langendoen & Gentry 1991).

La baja densidad de árboles ≥ 10 cm DAP (48 árboles por 0.1 ha) es también otra característica de los bosques del Golfo de Tribugá, cuando se compara con otros bosques húmedos, v. gr. algunos de los reportados por Gentry (1986): 64 árboles en 0.1 ha en promedio, rango 38-93, o cuando se compara con los datos para otros sitios en el Chocó biogeográfico (67-94 árboles ≥ 10 cm DAP en 0.1 ha; Gentry 1986, 1993, Faber-Langendoen & Gentry 1991). Por lo tanto, la alta densidad de árboles que anotó Gentry (1986, 1993), con base en los datos disponibles hasta ese momento, como una característica distintiva de los bosques lluviosos de la región del Chocó, realmente no se cumple para toda la región. Sería conveniente tener muchos más estudios cuantitativos a través de todo el Chocó biogeográ-fico, para determinar si realmente existe un patrón.

La alta densidad de árboles ha sido asociada a suelos pobres (Huston 1980), mientras que la prevalencia de árboles grandes ha sido asociada a suelos ricos (Gentry & Terborgh 1990). Lieberman & Lieberman (1994) han sugerido que la densidad de árboles grandes puede limitar la densidad de los árboles pequeños. Así, la baja densidad de árboles combinada con la existencia de árboles grandes encontrada en los bosques del Golfo de Tribugá, comparada con la situación opuesta encontrada en el Bajo Calima, podría ser interpreta-

da como una situación debida a los suelos más ricos del Golfo de Tribugá comparados con los del Bajo Calima. La comparación del análisis de suelos de los sitios estudiados en el Golfo de Tribugá (Tabla 1), con los del Bajo Calima (Faber-Langendoen & Gentry 1991), muestran que, aunque ambas regiones tienen suelos deficientes en Potasio, los suelos del Golfo de Tribugá (considerando también los datos de El Amargal, publicados en Galeano et al. 1998a) pueden ser considerados más ricos en nutrientes que los del Bajo Calima, debido a que tienen un pH más alto (5.2-5.5 en el Golfo de Tribugá vs. 4.0-4.6 en Bajo Calima), más baja saturación de aluminio (0.2-0.4 mEq/100 g en el Golfo de Tribugá vs. 4.6-5.7 mEq/100 g en Bajo Calima) y más altos niveles de Calcio (17.5-33 mEq/100 g en el Golfo de Tribugá vs. 0.5-1.2 mEq/100 g en Bajo Calima) y Magnesio (15-19 mEq/100 g en el Golfo de Tribugá vs. 0.6-0.7 mEq/100 g en Bajo Calima). El contenido de Fósforo fue también más alto en el Golfo de Tribugá que en el Bajo Calima (10-27 ppm en el Golfo de Tribugá vs. 2.1-4.1 ppm en Bajo Calima) y, además, los bajos niveles de aluminio intercambiable en los suelos del Golfo de Tribugá permiten que el Fósforo sea más disponible y, por lo tanto, hacen los suelos más ricos en ese elemento crítico.

A pesar de la baja densidad de árboles, el área basal total ocupada por los individuos ≥ 10 cm DAP en el Golfo de Tribugá (31.6 m^2 por ha), está entre las más altas señaladas para el Neotrópico. Otros valores extremadamente altos (46.3 y 53 m^2 por ha) fueron registrados por Mori & Boom (1987) para bosques de la Guyana. La diferencia con los datos para otros bosques de la región del Chocó (22.5-25 m^2 por ha: Faber-Langendoen & Gentry 1991) apoyan la consideración de que los bosques del Golfo de Tribugá son menos densos pero albergan mayor biomasa que los del Bajo Calima, debido a la presencia de árboles más grandes (Galeano et al. 1998a).

Otra característica importante de los bosques estudiados es la escaséz de lianas. El número promedio de lianas ≥ 10 cm DAP por ha estimado para el Golfo de Tribugá (5 lianas, o escasamente el 1% del total de individuos) es considerablemente más bajo que las cifras de una serie de bosques en la Amazonia (14-26 lianas por ha: Gentry & Terborgh 1990). También es menor que la densidad de lianas de la Isla de Barro Colorado, en Panamá, donde Montgomery & Sunquist (1978, citado por Jacobs 1988) registraron un promedio de 56 lianas ≥ 5 cm DAP por 0.4 ha, mientras que el promedio para el Golfo de Tribugá es 19 lianas ≥ 5 cm DAP por 0.4 ha. Curiosamente, para los bosques de La Selva también se ha registrado una baja densidad de lianas (2.4% del total de individuos ≥ 10 cm DAP: Lieberman & Lieberman 1994). La baja densidad de lianas parece ser común a otros bosques de la región del Chocó, a juzgar por los datos registrados por Faber-Langendoen & Gentry (1991): 6-11 lianas ≥ 10 cm DAP por ha. Gentry (1986, 1993) sugirió que la escaséz de lianas en el Chocó podría deberse al reemplazamiento de éstas por parte de las hemiepífitas. Sin embargo, las lianas fueron más abundantes que las hemiepífitas en los tres sitios analizados para el Golfo de Tribugá, tanto cuando el DAP mínimo fue de 5 cm, como cuando fue de 10 cm. Las hemiepífitas fueron más importantes que las lianas sólo en términos de área basal, debido a que los pocos individuos eran gruesos.

La abundancia de las palmas parecería estar relacionada con otra característica fisionómica importante en los bosques estudiados: alta densidad de raíces zancos. Richards (1952) señaló que la densidad promedio de raíces zancos en un bosque mixto, sin restricciones edáficas, raramente excede el 2% de los individuos ≥ 10 cm DAP, mientras que para un bosque pantanoso o inundable, la densidad

puede alcanzar hasta el 7%. Las cifras encontradas en Nuquí (24%) y en Coquí (36%) son, aparentemente, las más altas que se hayan registrado para bosques mixtos de tierra firme. Otras cifras altas (19% y 9%) se han registrado en bosques de la Amazonia ecuatoriana dominados por la palma *Iriartea deltoidea* (Balslev et al. 1987). Sin embargo, esta característica fisionómica no parece ser sólo una consecuencia de la abundancia de palmas con raíces zancos. Aunque la mayoría de los individuos y especies con raíces zancos en Nuquí y en Coquí son palmas, aún si éstas son excluídas, las cifras continúan siendo altas (5% y 10% de los individuos, y 7% y 14% de las especies ≥ 10 cm DAP en Nuquí y Coquí, respectivamente). Además, el número de individuos con raíces zancos en El Amargal fue también alto (14.5%), a pesar de que *Iriartea deltoidea* no se encontró allí y de que la especie más abundante, la palma *Welfia regia*, no tiene raíces zancos (Galeano et al. 1998a). La explicación para la incidencia de raíces zancos es aún una discusión abierta. Richards (1952) sugirió que estaban asociadas a una atmósfera húmeda a nivel del sotobosque. Henderson (1990) resumió las hipótesis que han sido propuestas para explicar los zancos en las palmas. Estas incluyen adaptaciones a hábitats inundados, adaptaciones para explotar claros de bosque, para recobrarse de daños mecánicos o para crecer en laderas empinadas de suelos inestables. La topografía de laderas inclinadas podría ser un factor que favorecería la alta incidencia de zancos en los bosques estudiados; sin embargo, la adaptación para explotar eficientemente claros en el bosque parecería ser una explicación más razonable, considerando que, por lo menos, algunas de las especies con raíces zancos más abundantes en los transectos (v. gr. *Iriartea deltoidea*) se han encontrado obedeciendo a ese patrón (Svenning 1999, 2000).

Otra característica de resaltar es la densidad de hojas compuestas encontrada en los bosques estudiados (35-46 % de los individuos ≥ 10 cm DAP, Tabla 3), que está entre las más altas registradas para el Neotrópico (18.6-41.5% de los individuos ≥ 10 cm DAP: Mori & Boom 1987; Bongers et al. 1988; Thompson et al. 1992) y que es una consecuencia de la abundancia de Fabáceas y palmas: más del 50% de los individuos con hojas compuestas fueron palmas de hojas pinnadas.

La producción de exudados (Tabla 3) se encontró dentro de los límites registrados para otros bosques neotropicales de tierras bajas (28.7-35.8% de las especies y 22-46.5 % de los individuos ≥ 10 cm DAP: Mori et al. 1983; Boom 1986; Balslev et al. 1987; Mori & Boom 1987; Prance 1990); sin embargo, la proporción de especies productoras de látex fue más alta en el bosque estudiado que en otros para los que se tienen datos (10.5% de los individuos ≥ 10 cm DAP con látex en bosques amazónicos: Prance et al. 1976; Prance 1990). Esto es, muy posiblemente, una consecuencia de la alta representación de la familia Moraceae en el Golfo de Tribugá, comparada con la registrada en los bosques amazónicos.

Riqueza y Composición florística. La riqueza de especies de los bosques del Golfo de Tribugá, considerando sólo los individuos ≥ 10 cm DAP fue considerablemente más baja que la de otros bosques del Chocó: en los muestreos de 0.1 ha en el Bajo Calima se encontró un promedio de 42-48 especies y 22 familias con individuos ≥ 10 cm DAP (Faber-Langendoen & Gentry 1991), mientras que el promedio para el Golfo de Tribugá fue de 29 especies y 17 familias. La diferencia podría estar relacionada con el número de individuos y la fertilidad del suelo, de acuerdo al patrón de riqueza encontrado en una serie de bosques en Costa Rica, donde la riqueza estaba correlacionada positivamente con el número de tallos en 0.1 ha y negativamente con la fertilidad del suelo (Huston 1980). Sin embargo, esta explicación está aún en discusión, pues otros estudios sugieren correlaciones

tanto negativas (Tilman 1982) como positivas (Gentry 1988b; Duivenvoorden & Lips 1995) entre la riqueza y la fertilidad del suelo, mientras que otros han concluído que la fertilidad del suelo no presenta ninguna correlación con la riqueza de un bosque (Clinebell et al. 1995).

La suposición de que la presencia de riachuelos dentro de la parcela de El Amargal pudo haber influenciado el número de individuos y de especies de árboles (Galeano et al. 1998a) no tiene validez ya que no se encontraron diferencias significativas en este aspecto entre este sitio y Nuquí y Coquí, a pesar de que los últimos dos muestreos no incluyeron riachuelos.

Es interesante el haber encontrado diferencias relevantes en la composición florística entre Nuquí, Coquí y El Amargal, a pesar de ser sitios geográficamente tan cercanos y similares a nivel climático y estructural. Con unos índices de similitud de especies entre los sitios menor de 30%, difícilmente se podría hablar de una composición florística similar entre los tres sitios (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974). Las diferencias en la composición de los suelos entre sitios no parecen suficientes para explicar la variación. Además, aunque algunos autores han encontrado una correlación positiva entre las condiciones de suelo y la composición florística (Lescure & Boulet 1985, ter Steege et al. 1993), no parece haber una tendencia general para esta relación en los bosques mixtos. Algunos estudios detallados de suelos al nor-occidente de la región del Chocó (Golley et al. 1978) no mostraron correlaciones entre la composición de la vegetación y la concentración de nutrientes del suelo. Una explicación más posible entonces para la diferencia en composición florísitica entre sitios tan cercanos, parecería estar relacionada con eventos fortuitos que controlan la distribución de las especies; por ejemplo, la formación de un claro y el posterior estableciemiento de una especie particular (Denslow & Hartshorn 1994). Algunos estudios en La Selva y en la Amazonia ecuatoriana han sugerido que la luz, más que la disponibilidad de nutrientes, parece ser el recurso limitante más importante para el establecimiento de una nueva especie en la mayoría de los bosques tropicales (Lieberman & Lieberman 1994, Svenning 2000).
El hecho de que unas pocas especies estuvieran representando la mayoría del porcentaje del valor de importancia (Tabla 5), indica que este pequeño grupo de especies estaba dominando la mayoría del espacio y de los recursos. La misma situación se observó en El Amargal (Galeano et al. 1998a) y parecería apoyar la hipótesis de Huston (1980) de que la dominancia de unas pocas especies puede estar ligada a una baja riqueza y a una alta disponibilidad de nutrientes.

La diferencia a nivel florístico y la carencia de asíntota en la curvas especies vs. área en los tres sitios (fig. 3 y Galeano et al. 1998a), indica que el área total para la que se tienen datos (1.8 ha) todavía no es suficiente para estudiar en detalle la composición florística de los bosques del Golfo de Tribugá, especialmente a nivel de especies. Esta es una situación común para los bosques Neotropicales de tierras bajas. Gentry (1982a) observó que en la mayoría de los bosques tropicales, la curva especies vs. área, incluyendo sólo individuos $\geq$ 10 cm DAP, no llega a ser asintótica en áreas menores de una ha. Para un bosque en el Valle del río Magdalena, en Colombia, la curva especies vs. área para el mismo límite diamétrico, sólo se hizo asintótica después de muestrear 3.5-4 ha (Vega 1968). Rankin & Ackerley (1987, citado por Lovejoy & Bierregaard 1990) sugirieron que para la región amazónica, se necesitaba un área de 10-20 ha para caracterizar la composición de especies de las familias más abundantes que no tienen distribución agregada, y cerca de 30 ha para aquellas familias representadas por especies de rara ocurrencia. Además, en ninguna de las parcelas de 50

ha en la Isla de Barro Colorado, Panamá y en Pasoh, Malasia, la curva especies vs. área para los individuos ≥ 10 cm DAP se volvió asintótica (P. Hall, com. pers.). Esto refuerza la necesidad de continuar el muestreo en otras áreas boscosas del Golfo de Tribugá para tener un aproximación más precisa de la composición florística del componente leñoso. En este punto es importante resaltar el hecho de que a pesar de que la similitud florística entre los sitios fue baja, la distribución de la abundancia de especies y familias entre sitios fue estadísticamente igual. Esto podría significar que mientras la distribución de especies y familias es fija como cualquier otra característica estructural a nivel de la comunidad, la composición florística del bosque en un momento dado, varía significativamente de un sitio a otro. Por otro lado, el número tan bajo de especies compartidas (para los individuos ≥ 10 cm DAP), contrasta con su importancia (Tabla 7). Un vistazo general a las dos especies más comunes en los tres sitios y con suficiente número de individuos en las unidades de muestreo, para intentar visualizar su estructura demográfica: *Brosimum utile* (74 individuos) y *Wettinia quinaria* (51 individuos), muestra que estas dos especies tienen una distribución estable en los bosques de la región. *B. utile* parece especialmente adaptada a las condiciones del Golfo de Tribugá, a juzgar por su alta densidad y su distribución a través de todas las clases de tamaño. Los datos adicionales tomados para 0.1 ha en El Amargal (hubo 4 plántulas, 4 infantiles, 8 juveniles y dos adultos), y mis observaciones generales en toda el área, indican que es una especie bien representada a través de la estructura vertical en la mayoría de los bosques del Golfo de Tribugá, lo cual es considerado, en términos de estrategias de poblamiento, como una evidencia de su tolerancia a la sombra (Hart et al. 1989). Se esperaría entonces que una especie con este comportamiento, si no es afectada por hechos fortuitos que diezmen las poblaciones, llegue a ser persistente en el bosque, posiblemente llegando a ser aún más abundante (Knight 1975). Además de su estructura demográfica, su arquitectura y su estrategia de dispersión de semillas posiblemente también estarían contribuyendo a su abundancia e importancia general. Los frutos de *B. utile* son dispersados por mamíferos (Gentry 1982a) y en el Golfo de Tribugá constituyen una de las fuentes de alimento más importantes para las poblaciones de Mono aullador (*Allouata palliata*) de la zona (C. Ramírez, com. pers.), quienes probablemente contribuyen en la dispersión de las semillas. *B. utile* es un árbol del dosel, ampliamente distribuido en los bosques cálidos y húmedos del Neotrópico, desde Costa Rica hasta la Amazonia (Berg 1972). Ha sido señalado como importante en las tierras bajas del Pacífico en Costa Rica (Hartshorn 1991), en los bosques del Darién en la frontera entre Colombia y Panamá (Zuluaga 1987), al igual que en otros bosques de la región del Chocó en Colombia (Cuatrecasas 1947; Gentry 1988a; Faber-Langendoen & Gentry 1991; Rangel & Lowy 1993). En el caso de *Wettinia quinaria,* el hecho de ser común y abundante en los tres sitios y en el área en general, y de que se encontrara bien representada en la estructura vertical en la región general, incluyendo una alta regeneración (en una parcela de 0.1 ha en El Amargal se encontraron 200 plántulas, 37 juveniles y 8 adultos), sugiere que es una especie bien establecida en el bosque y no pasajera, por lo menos a nivel local. Estas dos especies y posiblemente algunas de las otras que son comunes a los tres sitios (Tabla 7), que al parecer están ampliamente distribuídas en la región, y que han estado allí en el pasado y continuarán estando, por lo menos en el futuro cercano, podrían ser consideradas como parte de la matriz de especies que forma la comunidad en los bosques del Golfo de Tribugá. Un segundo grupo de especies (posiblemente la mayoría) se estarían moviendo a través del bosque, todo el tiempo, adquiriendo diferentes abundancias en diferentes

tiempos, desde dominantes hasta extintas localmente, dependiendo de eventos fortuitos para su regeneración y de sus estrategias demográficas. Al menos *Welfia regia*, *Iriartea deltoidea*, *Tovomita nicaraguensis* y *Simaba cedron*, que presentan altas densidades en sitios localizados, parecerían corresponder a este segundo grupo. Sin embargo, para probar ésto, se requeriría de suficientes réplicas a través de toda el área.

Las familias encontradas más importantes en los tres sitios fueron comunes y, en general, son las mismas que predominan en los bosques húmedos y muy húmedos de las tierras bajas del Neotrópico (Gentry 1986, 1995, Mori & Boom 1987, Rangel-Ch. 1995). Sin embargo, algunas diferencias encontradas ameritan una discusión: 1) La importancia general de las Moraceae, reflejada en su amplia distribución vertical, al igual que en los valores altos de importancia de familia (VIF: 53.9, 53.0 y 48.2 para individuos ≥ 10 cm DAP en Nuquí, El Amargal y Coquí, respectivamente), sugieren que en los bosques del Golfo de Tribugá, esta familia ha alcanzado una importancia ecológica entre las más altas registradas para la familia en el Neotrópico. Hasta donde conozco, la única situación comparable, con datos cuantitativos, es la registrada para un bosque en la Amazonia boliviana (VIF: 53.3, Boom 1986). La prevalencia de Moraceae también fue observada en dos muestreso en las tierras bajas del pacífico ecuatoriano, en donde fue la familia más rica en especies (Gentry 1986). La hipótesis de Gentry (1986) de que la concentración de Moraceae podría estar asociada con suelos ricos, se cumpliría para los sitios del Golfo de Tribugá, pero entra en conflicto con el punto discutido antes, sobre la no existencia de una correlación entre la composición florística y la composición del suelo. 2) Las Euphorbiaceae y las Bignoniaceae, que usualmente se encuentran entre las familias más importantes en los bosques neotropicales de tierras bajas, estuvieron poco representadas o localmente ausentes en los muestreos del Golfo de Tribugá. La escaséz de Bignoniaceae parece ser usual en los bosques del Chocó, tal como fue previamente observado por Gentry (1986, 1993) y parece ser una consecuencia de la escaséz de lianas (Galeano et al. 1998a).

A pesar de que el número de especies de plantas leñosas es comparativamente bajo en los sitios del Golfo de Tribugá, es de resaltar la alta proliferación de especies en pocos géneros (1.4-1.7 especies/género) si se le compara con cifras registradas para un gran número de bosques tropicales (Gentry 1982a: 1.2-1.3 especies/género). El caso más notable es el del género *Inga*, que fue el más diverso en todos los sitios estudiados, con un total de 16 especies registradas para todas las unidades de muestreo (1.8 ha). La mayoría de las especies de *Inga* estuvieron representadas por sólo uno o por muy pocos individuos; ninguna especie fue compartida por los tres sitios y sólo dos fueron compartidas por dos de los sitios. La abundancia y amplia distribución de *Inga* había sido previamente resaltada por Cuatrecasas (1934) y Rangel (1991). Otra concentración interesante de especies ocurre en el género *Otoba*. Cuatro de las cinco especies conocidas para el Chocó biogeográfico (Gentry 1979) estuvieron presentes en los sitios muestreados y sólo dos de ellas estuvieron presentes en los tres sitios, mientras que las otras dos eran de presencia rara.

Con base en el análisis de la estructura, la composición florísitica y la estructura de población de las especies más importantes, los bosques de colina del Golfo de Tribugá pueden ser considerados como bosques maduros en equilibrio dinámico tal como fue definido por Hartshorn (1980), Hubbel & Foster (1986) y Hart et al. (1989). Esto es apoyado por los patrones de distribución diamétrica y de altura (Figs.1-2), que corresponden con las de bosques antiguos que no han sufrido disturbios mayores en el pasado reciente. Por otro lado, para un bosque de tierras bajas, la escasa frecuencia de individuos ramificados

cerca de la base parece ser también una indicación de bosque no disturbado (Josse & Balslev 1994). La evidencia más fuerte, sin embargo, parece ser la estabilidad demográfica inferida para algunas de las especies más importantes, como *B. utile*.

Algunas de las caracterísiticas estructurales distintivas de los bosques del Golfo de Tribugá (baja densidad de tallos, prevalencia de árboles gruesos) y la baja riqueza de especies leñosas en un suelo comparativamente rico, comparado con la situación contraria reportada para otros bosques en la región del Chocó, son consistentes, en gran medida, con la interpretación de Huston (1980), de una correlación entre estos aspectos y la disponibilidad de nutrientes del suelo. Con base en la estructura, riqueza de especies y composición del suelo, los bosques del Golfo de Tribugá, tal como están representados por los tres sitios estudiados, parecen ser más similares a los bosques de La Selva en Costa Rica, que a otros bosques de la región del Chocó, situación que fue también concluída cuando se tuvieron en cuenta otras formas de vida, además de las correspondientes a las leñosas (Galeano et al. 1998b).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a las entidades que apoyaron este trabajo: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá; DANIDA-Agencia Danesa de Desarrollo Internacional (104.DAN.8L/201); FONDO FEN-Colombia y The John D. and Katherine T. MacArthur Foundation; INDERENA (ahora MINAMBIENTE) y Fundación Inguedé. A S. Suárez por su ayuda en el procesamiento del material de herbario y en algunas determinaciones. A W. Alverson, R. Callejas, J. L. Fernández, P. Franco, R. E. Gereau, P. Maas, y C. Taylor, por su ayuda en la determinación de las especies. A L. García, J. Grueso, O. Hurtado, P. Hurtado, A. Moreno, G. Moreno, N. Moreno, L. Perea y D. Tuberquia por su ayuda en el campo. Al Herbario Nacional Colombiano (COL), al Herbario de la Universidad de Aarhus (AAU) y al Instituto de Botánica Sistemática de la Universidad de Aarhus, Dinamarca, por su apoyo logísitico. A P. Hall por la asesoría estadística y las sugerencias para mejorar el manuscrito, y a H. Balslev, A. Barford, R. Bernal y A. Cleef por la lectura crítica de versiones preliminares del manuscrito, y finalmente a O. Rangel y a un evaluador anónimo por las sugerencias al manuscrito final.

LITERATURA CITADA

Balslev, H., J. Luteyn, B. Øllgaard & L. B. Holm-Nielsen. 1987. Composition and structure of adjacent unflooded and floodplain forest in Amazonian Ecuador. Opera Botanica 92: 37-57.

Berg. C. 1972. Moraceae (Olmedieae & Brosimeae). Flora Neotropica Monographs 28. The New York Botanical Garden, New York.

Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo & J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio 74: 55-80.

Boom, B. M. 1986. A forest inventory in Amazonian Bolivia. Biotropica 18: 247-294.

Cain, S. A. & G. M. Castro. 1959. Manual of Vegetation Analysis. Harper & Row, New York.

Clinebell, R., O. Phillips, A. Gentry, N. Stark & H. Zuuring. 1995. Prediction of Neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. Biodiversity and Conservation 4: 56-90.

Cortés, A. 1981. *Los Suelos del Andén Pacífico y su Aptitud de Uso*. Instituto Geográfico «Agustín Codazzi», Bogotá.

_____. 1993. Los suelos. Págs. 148-155 en P. Leyva (ed.). *Colombia Pacífico*. Tomo I,. Fondo FEN-COLOMBIA, Bogotá.

Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Co-

lumbia University Press, New York.

CUATRECASAS, J. 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. Trab. Mus. Ci. Nat. Ser. Bot. 27 : 1-144.

CUATRECASAS, J. 1947. Vistazo a la vegetación del bajo Calima. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exactas, Fis. Nat. 7: 306-312.

DALLMEIER, F., M. KABEL & R. RICE. 1992. Methods for long-term biodiversity inventory plots in protected tropical forest. Págs. 11-46 en F. Dallmeier (ed.). *Long-term Monitoring of Biological Diversity in Tropical Forest Areas*. MAB Digest 11. UNESCO, Paris.

DENSLOW, J.& G. HARTSHORN. 1994. Tree-fall gap environments and forest dynamic processes. Págs. 120-127 en L. K. McDade, K. S. Bawa, H. A, Hespenheide, and G. S. Hartshorn (eds.). *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, Chicago.

DUIVENVOORDEN, J. & J. LIPS. 1995. *A Land-ecological Study of Soils, Vegetation, and Plant Diversity in Colombian Amazonia*. Tropenbos Series 12, Wageningen, The Netherlands.

EMMONS, L. H. & A. GENTRY. 1983. Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates. American Naturalist 121: 513-524.

ESLAVA, J. 1992. La precipitación en la región del Pacífico colombiano (Lloró: el sitio más lluvioso del mundo?). Zenit 3: 7-33.

_____. 1993. Climatología. Págs. 136-147 en P. Leyva (ed.). *Colombia Pacífico*. Tomo I,. Fondo FEN-COLOMBIA, Bogotá.

FABER-LANGENDOEN & A. GENTRY. 1991. The structure and diversity of rain forests at Bajo Calima, Choco region, Western Colombia. Biotropica 23 (1): 2-11.

FORERO, E. & A. GENTRY. 1989. *Lista anotada de las plantas del Departamento del Chocó, Colombia*. Biblioteca José Jerónimo Triana No. 10. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

GALEANO, G., J. CEDIEL & M. PARDO. 1998a. Structure and floristic composition of a one hectare plot of wet forest at the Pacific Coast of Chocó, Colombia. Cap. 28, Págs. 557-574 en F. Dallmeier & J. Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring*. Man and the Biosphere Series vol 22. Unesco and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.

GALEANO, G., S. SUÁREZ & H. BALSLEV. 1998b. Vascular plant species count in a wet forest in the Chocó area on the Pacific coast of Colombia. Biodiversity and Conservation 7: 1563-1575.

GENTRY, A. 1979. Transfer of the species of *Dialyanthera* to *Otoba* (Myristicaceae). Taxon 28: 417.

GENTRY, A. 1982a. Patterns of neotropical plant species diversity. Evolutionary Biology 15: 1-84.

GENTRY, A. 1982b. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. Págs. 112-136 en: G. T. Prance (ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. New York.

GENTRY, A. 1986. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. Caldasia 15: 71-79.

GENTRY, A. 1988a. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annales of the Missouri Botanical Garden 75: 1-34.

GENTRY, A. 1988b. Tree species richness of upper Amazonian forest. Proceedings of the Nature Acadademy of Science 85: 156-159.

GENTRY, A. 1993. Riqueza de especies y composición florística. Págs. 200-219 en P. Leyva (ed.). *Colombia Pacífico*,. Fondo FEN-COLOMBIA, Bogotá.

GENTRY, A. 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forests. Págs. 103-126 en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.). *Biodi-versity and Conservation of*

Neotropical Montane Forests. The New York Botanical Garden, New York.

GENTRY, A. & J. TERBORGH. 1990. Composition and dynamics of Cocha Cashu «mature» floodplain forest. Págs. 542-565 en A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New York.

GOLLEY, F., T. RICHARDSON & R. CLEMENTS. 1978. Elemental concentrations in tropical forests and soils of northwestern Colombia. Biotropica 10: 144-151.

HART, T., J. HART & P. MURPHY. 1989. Monodo-minant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. American Naturalist 133: 613-633.

HARTSHORN, G. 1980. Neotropical forest dynamics. Biotropica 12(suppl.): 23-30.

_____. 1991. *Brosimum utile* (Moraceae). Págs. 203-204 en D. Jansen (ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Editorial Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

HAUSENBUILLER, R. L. 1985. Soil Science; Principles and Practices. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque, Iowa.

HENDERSON, A. 1990. Arecaceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae. Flora Neotropica 53: 1-100.

HUBBELL, S. & R. FOSTER. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Págs. 314-329 en J. Diamond & T. Case (eds.). *Community Ecology*. Harper and Row. New York.

HUSTON, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. Journal of Biogeography 7: 147-157.

IGAC (INSTITUTO GEOGRÁFICO "AGUSTÍN CODAZZI"). 1977. *Zonas de Vida o Formaciones Vegetales de Colombia*. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Bogotá.

JACOBS, M. 1988. *The Tropical Rain Forest: A First Encounter*. Springer-Verlag, Berlin.

JOSSE, C. & H. BALSLEV. 1994. The composition and structure of a dry, semideciduous forest in Western Ecuador. Nordic Journal of Botany 14: 425-443.

KNIGHT, D. H. 1975. A phytosociological analysis of species-rich tropical forest on Barro Colorado Island, Panama. Ecological Monographs 45: 259-284.

LESCURE, J-P.& R. BOULET. 1985. Relationships between soils and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. Biotropica 17: 155-164.

LIEBERMAN, M. & D. LIEBERMAN. 1994. Patterns of density and dispersion of forest trees. Págs. 106-119 en L. K. McDade, K. S. Bawa, H. A, Hespenheide, and G. S. Hartshorn (eds.). *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. The University of Chicago Press, Chicago.

LIEBERMAN, M., D. LIEBERMAN & J. H. VANDERMEER. 1988. Age-size relationships and growth behavior of the palm *Welfia georgii*. Biotropica 20: 270-273.

LOVEJOY, T. H. & R. O. BIERREGAARD. 1990. Central Amazonian forests and the minimum critical size of ecosystems project. Págs. 60-71 en A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New York.

MORI, S. A. & B. M. BOOM. 1987. The forest. Págs. 9-29 en S. Mori et al. (eds.). *The Lecythidaceae of a lowland Neotropical forest: La Fumé Mountain, French Guiana*. Memoires of the New York Botanical Garden 44: 9-29.

MORI, S. A., B. M. BOOM, A. M. DE CARVALHO & T. S. DOS SANTOS. 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an eastern Brazilian moist forest. Biotropica 15: 68-69.

MUELLER-DOMBOIS, D. & H. ELLENBERG. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Son, New York.

POPMA, J., F. BONGERS & J. MEAVE DEL CASTILLO. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. Vegetatio 74: 81-91.

PRANCE, G. T. 1990. The floristic composition of the forests of Central Amazonian Brazil.

Págs. 112-140 en A. Gentry (ed.). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press, New York.

PRANCE, G. T., W. A. RODRIGUES & M. F. DA SILVA. 1976. Invéntario florestal de um hectare de mata de terra firme Km 30 da estrada Manaos-Itacoatiara. Acta Amazônica 6: 9-35.

RANGEL-CH., O. 1991. Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia. Ph.D. Tesis. Universidad de Amsterdam, Amsterdam.

RANGEL-CH., O. 1995. La diversidad florística en el espacio andino de Colombia. Págs. 187-205 en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. The New York Botanical Garden, New York.

RANGEL, O. & P. LOWY. 1993. Tipos de vegetación y rasgos fitogeográficos. Págs. 182-198 en P. Leyva (ed.). *Colombia Pacífico*. Tomo I,. Fondo FEN-COLOMBIA, Bogotá.

RICHARDS, P. W. 1952. *The Tropical Rain Forest: An Ecological Study*. Cambridge University Press, Cambridge.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1981. *Biometry*. 2nd edition. W. H. Freeman and Co., New York, New York.

SVENNING, J. C. 1999. Micorhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. Journal of Ecology 87: 55-65.

_____. 2000. Small canopy gaps influence plant distribution in the rain forest understory. Biotropica 32(2): 252-261.

TER STEEGE, H., V. JETTEN, M. POLAK & M. WERGER. 1993. Tropical rain forest types and soil factors in a watershed area in Guyana. Journal of Vegetation Science 4: 705-716.

THOMPSON, J., J. PROCTOR, V. VIANA, W. MILLIKEN, J. A. RATTER & D. A. SCOTT. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rainforest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. Journal of Ecology 80: 689-703.

TILMAN, D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

VALENCIA, R., H. BALSLEV & G. PAZ Y MIÑO. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. Biodiversity and Conservation 3: 21-28.

VALLE-FERREIRA, L. & J. M. RANKIN-DE-MORONA. 1998. Floristic composition and structure of a one-hectare plot in terra firme forest in Central Amazonia. Cap. 34, págs. 649-662 en F. Dallmeier & J. Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring*. Man and the Biosphere Series vol 22. Unesco and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK.

VEGA, C. L. 1968. La estructura y composición de los bosques húmedos tropicales del Carare, Colombia. Turrialba 18: 416-436.

ZULUAGA, S. 1987. Observaciones fitoecológicas en el Darién colombiano. Perez-Arbelaezia 1: 85-145.

Apéndice

Familias y especies ≥ 5 cm DAP encontradas en dos transectos de 0.4 ha en Nuquí y Coquí, Costa Pacífica del Chocó, Colombia. Entre paréntesis los números de colección correspondientes a G. Galeano (G.G.).

Annonaceae
Anaxagorea allenii R. E. Fr.
Annona cercocarpa Saff.
Duguetia panamensis Standl.
Guatteria calimensis R. E. Fr.
Guatteria cargadero Triana & Planch.
Guatteria sp. (G.G. 4047)
Rollinia danforthii Standl.
Unonopsis sp. (G.G. 4414)
Unonopsis sp. (G.G. 5064a)
Xylopia polyantha R. E. Fr.

Apocynaceae
Malouetia guatemalensis (Müll. Arg.)Standl.
Malouetia quadricasarum Woodson
Odontodenia macrantha (Roem. & Schult.) Markgr.
Tabernaemontana amygdalifolia Jacq.
Tabernaemontana markgrafiana J. F. Macbr.
Apocynaceae indet. (G.G. 4171)
Apocynaceae indet. (G.G. 5018)

Aquifoliaceae
Ilex flosparva Cuatrec.

Araliaceae
Dendropanax arboreus (L.) Decne & Planch.
Oreopanax sp. (G.G. 4461)

Asteraceae
Asteraceae indet. (G.G. 4391)

Bignoniaceae
Exarata chocoensis A. H. Gentry
Callichlamys latifolia (L. Rich) K. Schum.
Callichlamys sp. (G.G. 5007)
Jacaranda hesperia Dugand

Bombacaceae
Huberodendron patinoi Cuatrec.
Matisia bracteolosa Ducke
Matisia castaño H. Karst. & Triana
Matisia idroboi Cuatrec.
Matisia sclerophylla Cuatrec.
Pachira sessilis Benth.
Phragmoteca mammosa W. S. Alverson
Quararibaea pterocalyx Hemsl.

Boraginaceae
Cordia panamensis L. Riley

Burseraceae
Crepidospermum rhoifolium (Benth.) Triana & Planch.
Dacryodes sp. (G.G. 4806)
Protium amplum Cuatrec.
Protium nervosum Cuatrec.
Protium spruceanum (Benth.) Engl.
Protium veneralense Cuatrec.
Protium sp. (G.G. 5091)
Protium sp. (G.G. 5123)
Tetragastris panamensis (Engl.) Kuntze

Caricaceae
Jacaratia spinosa (Aubl.) A. DC.

Cecropiaceae
Cecropia hispidissima Cuatrec.
Cecropia obtusifolia Bertol.
Cecropia virgusa Cuatrec.
Coussapoa villosa Poepp. & Endl.
Pourouma minor Benoist
Pourouma oraria Standl. & Cuatrec.

Celastraceae
Cheiloclinium cognatum (Miers) A. C. Sm.

Chrysobalanaceae
Hirtella carbonaria Little
Hirtella recemosa Lam.
Hirtella sp. (G.G. 4491)
Licania macrocarpa Cuatrec.
Licania veneralensis Cuatrec.

Clusiaceae
Garcinia madruno (Kunth) Hammel
Garcinia magnifolia (Pittier) Hammel
Marila laxiflora Rusby
Tovomita morii Maguire
Tovomita nicaraguensis (Oerst. ex Planch. & Triana) L. O. Williams
Tovomita stylosa Hemsl.
Tovomita weddelliana Planch. & Triana

Convolvulaceae
Maripa nicaraguensis Hemsl.
Maripa sp. (G.G. 4424)

Dichapetalaceae
Dichapetalum axillare Prance

Dilleniaceae
Davilla aspera (Aubl.) Benoit.

Elaeocarpaceae
Sloanea zuliaensis Pittier

Euphorbiaceae
Hieronyma alchorneoides Allemao
Phyllanthus sp. (G.G. 4220)
Sapium sp. (G.G. 4344a)
Sapium sp. (G.G. 5000)
Tetrorchidium ochroleucum Cuatrec.

Fabaceae
Brownea rosa-de-monte Bergius
Dipteryx oleifera Benth.
Dussia lehmannii Harms
Dussia macroprophyllata (Donn. Sm.) Harms
Inga goldmanii Pittier
Inga marginata Willd.
Inga nobilis Willd.
Inga sapindoides Willd.
Inga samanensis Uribe
Inga vera Willd.
Inga sp. (G.G. 4402)
Inga sp. (G.G. 4480)
Inga sp. (G.G. 5067)

Inga sp. (G.G. 5125)
Machaerium seemannii Benth.
Machaerium sp. (GG 4497)
Pentaclethra macroloba (Willd.) Kuntze
Pithecellobium jupunba (Willd.) Urb.
Pterocarpus officinalis Jacq.
Swartzia amplifolia Harms
Swartzia oraria R. S. Cowan
Swartzia simplex (Sw.) Spreng.

Flacourtiaceae
Carpotroche longifolia (Poepp. & Endl.) Benth.
Casearia sp. (G.G. 4458)
Tetrathylacium macrophyllum Poepp.

Humiriaceae
Sacoglottis ovicarpa Cuatrec.

Lacistemataceae
Lozania mutisiana Schult.

Lauraceae
Aiouea angulata Kosterm.
Aiouea sp. (G.G. 4398)
Aniba puchury-minor (Martius) Mez
Nectandra reticulata (Ruiz & Pav.) Mez
Ocotea cernua (Nees) Mez
Ocotea sp. (G.G. 4336a)
Pleurothyrium glabritepalum Van der Werff
Pleurothyrium sp. (G.G. 5479)

Lecythidaceae
Eschweilera coriacea (DC.) S. A. Mori
Eschweilera neei S. A. Mori
Eschweilera panamensis Pittier
Eschweilera pittieri R. Knuth
Eschweilera sclerophylla Cuatrec.
Eschweilera sp. (G.G. 4918)
Eschweilera sp. (G.G. 5063)
Gustavia monocaulis S. A. Mori
Grias haughtii R. Knuth
Lecythis ampla Miers
Lecythis sp. (G.G. 4199)

Loganiaceae
Strychnos panamensis Seem.
Strychnos sp. (G.G. 4477)

Magnoliaceae
Talauma sambuensis Pittier

Melastomataceae
Henriettella tuberculosa J. D. Sm.
Miconia punctata (Desv.) D. Don ex DC.
Miconia schlimii Triana
Tessmanianthus calcaratus (Gleason) Wurdack

Meliaceae
Carapa guianensis Aubl.
Guarea caulobotrys Cuatrec.
Guarea glabra Vahl
Guarea kunthiana A. Juss.
Guarea pterorachys Harms
Trichilia pallida Sw.
Trichilia poeppigii C. DC.
Trichilia quadrijuga Kunth
Trichilia sp. (G.G. 4446)
Trichilia sp. (G.G. 5055)

Monimiaceae
Molinedia sp. (G.G. 4000)
Siparuna guianensis Aubl.
Siparuna sp. (G.G.4379)

Moraceae
Batocarpus costaricensis Standl. & L. O. Williams
Brosimum guianense (Aubl.) Huber
Brosimum lactescens (S. Moore) C. C. Berg
Brosimum utile (Kunth) Pittier
Brosimum sp. (G.G. 5075)
Castilla tunu Hemsl.
Ficus brevibracteata Burger
Ficus maxima Mill.
Ficus tonduzii Standl.
Ficus trianae Dugand
Ficus sp. (G.G. 4482)
Helianthostylis sprucei Baill.
Maquira guianensis Aubl.
Naucleopsis ulei (Warb.) Ducke
Perebea angustifolia (Poepp. & Endl.) C. C. Berg
Perebea guianensis Aubl
Perebea xanthochyma H. Karst.
Poulsenia armata (Miq.) Standl.
Pseudolmedia laevigata Trécul
Pseudolmedia rigida (Klosztch & H. Karst.) Cuatrec.
Sorocea trophoides W. C. Burger
Sorocea sp. (G.G. 4393)

Myristicaceae
Compsoneura atopa (A. C. Sm.) A. C. Sm.
Compsoneura mutisii A. C. Sm.
Iryanthera ulei Warb.
Otoba gracilipes (A. C. Sm.) A. H. Gentry
Otoba latialata (Pittier) H. A. Gentry
Otoba novogranatensis Moldenke
Otoba sp. (G.G. 4438)
Virola elongata (Benth.) Warb.
Virola multinervia Ducke

Myrsinaceae
Ardisia foreroi Lundell
Cybianthus venezuelanus Mez

Cybianthus sp. (G.G. 4454)
Geissanthus longistamineus (A. C. Sm.) Pipoly
Stylogyne standleyi Lund.

Myrtaceae
Eugenia coloradensis Standl.
Eugenia origanoides O. Berg.
Eugenia multiramosa Mac Vaugh
Myrcia fallax (Rich.) DC.
Myrtaceae indet. (G.G. 4353)
Myrtaceae indet. (G.G. 4447)
Myrtaceae indet. (G.G. 4459)
Myrtaceae indet. (G.G. 5005)
Myrtaceae indet. (G.G. 5060)
Myrtaceae indet. (G.G. 5129)

Nyctaginaceae
Guapira costarricana (Standl.) Woodson

Olacaceae
Heisteria acuminata (Bonpl.) Engl.
Minquartia guianensis Aubl.

Palmae (Arecaceae)
Astrocaryum standleyanum L. H. Bailey
Iriartea deltoidea Ruiz & Pav.
Oenocarpus bataua Martius
Pholidostachys dactyloides H. E. Moore
Prestoea decurrens (H. Wendl. ex Burret) H. E. Moore
Socratea exorrhiza (Martius) H. Wendl.
Wettinia aequalis (O. F. Cook & Doyle) R. Bernal
Wettinia quinaria (O. F. Cook & Doyle) Burret
Wettinia radiata (O. F. Cook & Doyle) R. Bernal

Piperaceae
Piper imperiale (Miq.) C. DC.

Polygonaceae
Coccoloba caracasana Meisn.
Coccoloba sp. (G.G. 5003)
Coccoloba sp. (G.G. 5058)
Triplaris sp. (G.G. 4940)

Quiinaceae
Quiina obovata Tul.

Rosaceae
Prunus sp. (G.G. 4343)

Rubiaceae
Chimarris sp. (G.G. 4335b)
Coussarea cerroazulensis Dwyer
Coussarea enneantha Standl.
Coussarea garciae Standl.
Coussarea latifolia Standl.
Faramea luteovirens Standl.
Faramea multiflora A. Rich. ex DC.
Hippotis albiflora H. Karst.
Pentagonia macrophylla Benth.
Psychotria capitata Ruiz & Pav.
Psychotria remota Benth.
Psychotria solitudinum Standl.
Rudgea pittieri Standl.
Rudgea skutchii Standl.

Sapindaceae
Cupania scrobiculata Rich.
Paullinia mallophylla Radlk.
Paullinia pinnata L.
Paullinia sp. (G.G. 4428)
Sapotaceae
Chrysophyllum argenteum Jacq.
Chrysophyllum colombianum (Aubrév.) D. T. Penn.
Chrysophyllum pomiferum (Eyma) D. T. Penn.
Ecclinusa ramiflora Martius
Micropholis crotonoides (Pierre) Pierre
Micropholis venulosa (Martius & Eichler) Pierre
Pouteria cuspidata (A. DC.) Baehni
Pouteria cf. *multiflora* (A. DC.) Eyma (G.G. 4913)
Pouteria multiflora (A. DC.) Eyma
Pouteria subrotata Cronquist
Pouteria torta (Martius) Radlk.
Pouteria sp. (G.G. 4411)
Pouteria sp. (G.G. 4492)
Pouteria sp. (G.G. 5069)
Sarcaulus brasiliensis (A. DC.) Eyma

Simaroubaceae
Simaba cedron Planch.

Sterculiaceae
Sterculia apetala (Jacq.) H. Karst.
Theobroma nemorale Cuatrec.
Theobroma stipulatum Cuatrec.

Thymeleaceae
Schoenobiblus sp. (G.G. 4361)

Tiliaceae
Apeiba aspera Aubl.

Verbenaceae
Aegiphila integrifolia Jacq. ex B. D. Jacks.

Violaceae
Amphyrrox sp. (G.G. 5057)
Leonia triandra Cuatrec. ex L. B. Sm. & A. Fernández
Rinorea dasyadena A. Robyns

Recibido: octubre 10/2000
Aceptada: febrero 26/2001